

ÉTUDE CARYOLOGIQUE ET CYTO-TAXINOMIQUE DE QUELQUES BROMÉLIACÉES

(avec les pl. II-III)

par

H.-E. WEISS

Comme la caryologie et la cyto-taxinomie des Broméliacées ont été relativement peu étudiées, il a semblé intéressant de mettre à contribution les riches collections cultivées dans les serres du Muséum afin de faire un premier examen susceptible de définir quelques critères nouveaux, éventuellement utiles à l'établissement d'une meilleure classification de cette importante famille. Celle-ci, en effet, a été classée de diverses manières suivant les auteurs qui s'en occupèrent : LINNÉ, DE JUSSIEU, LEMAIRE, C. KOCH, MORREN, enfin MEZ qui en fit la monographie dans le *Pflanzenreich* de ENGLER (1935). Les espèces ont souvent été rangées dans des genres différents, ce qui entraîne une synonymie complexe.

Il ne paraît pas vain, en commençant, de rappeler cette classification de MEZ, qui semble actuellement être la plus naturelle. Ce faisant, il sera possible de situer à leur place respective les genres étudiés dans des publications antérieures (1).

MEZ fonde sa classification sur des caractères tirés principalement des organes floraux :

Sous-FAMILLE I : Ovaire infère ; fruit : baie ; pollen de type variable :

BROMELOIDEAE

Tribu 1 : grains de pollen sans pore ni sillon. *Integrae*

Genres : *Fascicularia*, *Sincoraea*, *Cryptanthopsis*, *Greigia*,
Cryptanthus *, *Bromelia* *

Tribu 2 : grains de pollen avec pores. *Poratae*

Sous-tribu a : tiges dimorphes. *Disteganthinae*

Genre : *Disteganthus* *

Sous-tribu b : tiges homomorphes, inflorescences cachées
dans la rosette foliaire. *Nidulariinae*

Genres : *Aregelia* **, *Nidularium* **, *Canistrum* **

Sous-tribu c : tiges homomorphes ; inflorescences presque
toujours portées par une tige hors des feuilles. *Aechmeinae*

Genres : *Andrea*, *Androlepis*, *Araeococcus*, *Hohenbergia*,
Wittmackia, *Streptocalyx*, *Chevalieria*, *Ronnbergia*, *Acanthostachys* *,
Ananas *, *Portea* **, *Gravisia*, *Aechmea* **, *Quesnelia*

(1) Les genres marqués d'une astérisque ont fait l'objet d'un travail caryologique ; ceux signalés par deux astérisques sont examinés ici.

- Tribu 3 : grains de pollen avec sillon. *Sulcatae*
 Genres : *Billbergia* **, *Neoglaziovia*, *Fernseea*, *Ochagavia*
- SOUS-FAMILLE II : ovaire semi-supère ou infère ; fruit : capsule ;
 graines ailées ou nues ; feuilles presque toujours épineuses. *Pitcairnioideae*
- Tribu 4 : ovaire semi-supère, graines ailées des deux côtés. *Pitcairnieae*
 Genres : *Brochinia*, *Bakerantha*, *Pitcairnia* **
- Tribu 5 : ovaire supère, graines ailées. *Puyean*
 Genres : *Abromeitiella*, *Deuterocohnia*, *Puya* *, *Dyckia* *,
Collendorfia *, *Encholirion*, *Prionophyllum*,
Hechtia *
- Tribu 6 : ovaire supère, graines nues. *Navieae*
 Genre : *Navia* *
- SOUS-FAMILLE III : ovaire supère, rarement semi-supère ; fruit :
 capsules, graines à longs appendices plumeux, feuilles sans
 épines marginales. *Tillandsioideae*
- Tribu 7 : ovaire semi-supère. *Glomeropitcairniae*
 Genre : *Glomeropitcairnia*
- Tribu 8 : ovaire nettement supère *Tillandsiae*
 Genre : *Vriesea* **, *Thecophyllum*, *Catopsis*, *Tillandsia* **,
Cipuropsis, *Sodiroa*, *Guzmania* *

Rappelons que la famille des Broméliacées est comprise dans un groupe naturel plus large, celui des *Farinosae*, lui-même divisé en six sous-ordres ; l'un deux, le troisième : celui des *Broméliineae*, rassemble, à côté des Broméliacées, les deux petites familles des *Thurmacées* et des *Rapatéacées*.

HUTCHINSON (1959), dans sa classification phylétique, fait dériver toutes les Monocotylédones des Ranales. De cet ordre une lignée se différencie, celle des *Calyciflores*, caractérisée par un périanthe bisérié. A l'intérieur de cet ensemble complexe, il reconnaît une série qui, à partir des *Butomales* et des *Alismatales* dérivant l'une et l'autre des Ranales, comprend les *Commelinales*, d'où se détache un rameau constitué par les Broméiales, réduites aux seules Broméliacées, et par les Zingibérales qui représentent le « climax » de cette évolution. D'autre part, il estime nécessaire d'élever la tribu des *Navieae* au rang de sous-famille et la place à la base de sa classification des Broméliacées. Pour le reste de la famille, il garde le cadre proposé par Mez.

HISTORIQUE

Si les Broméliacées ont fait l'objet d'un certain nombre de travaux cytologiques, deux auteurs seulement, Mme DOUTRELIGNE et Mlle LINDSCHAU, en ont fait une étude suffisamment approfondie du point de vue caryologique et cytotaxinomique.

Le plus ancien mémoire spécialement consacré à une espèce de cette famille est dû à BILLINGS (1904), qui traite essentiellement de la morphologie et de l'anatomie du *Tillandsia usneoides*.

L'auteur esquisse d'abord une étude biologique de la plante, puis décrit en détail les différents stades du développement du sac embryonnaire. Celui-ci, en l'occurrence, suit le mode caractéristique de la famille (qui est du type général des Dicotylédones, constituant ainsi une exception parmi les Monocotylédones). BILLINGS signale, le premier, la très petite taille des chromosomes dont il fixe, pour l'espèce, le nombre haploïde à 16. Il entreprend ensuite une étude anatomique approfondie, sans intérêt ici, des différentes parties de la plante. Il est curieux de remarquer, à cette occasion, que nulle part dans cette étude descriptive détaillée il n'est fait mention de l'existence de raphides pourtant présentes dans l'espèce du même genre *Tillandsia variegata* étudiée ici et, d'une façon générale, caractéristique de toute la famille.

La présence, parmi les Broméliacées, du genre *Ananas* a été, d'autre part, à l'origine de nombreuses recherches, surtout génétiques il est vrai, de la part des savants de l'Université d'Hawaii.

En 1931, J.-L. COLLINS et K. R. KERNS étudient les jeunes anthères de sept variétés de *Ananas sativus* (Lindl.) Schult. f. (2) et donnent 25 comme nombre haploïde commun. Quant à la méiose, elle est simplement signalée comme étant très régulière sauf quelques différences dans la taille finale des grains de pollen. Eux aussi insistent sur la petite taille des chromosomes et sur leur forme presque sphérique.

Auparavant, en 1921, HEILBORN avait publié le chiffre de 75 chromosomes comme nombre diploïde d'un *Ananas sativus* aberrant. Il l'interprétait comme le résultat d'un croisement entre une espèce à 30 chromosomes et d'une à 45 en raison de la présence de 30 bivalents et de 15 univalents dans les plaques équatoriales.

Ayant découvert 6 plantes triploïdes à 75 chromosomes dans une population d'hybrides, COLLINS et KERNS estiment, au contraire, qu'il devrait en être de même pour l'espèce observée par HEILBORN. Le nombre de base du genre serait donc 25 et non pas 15.

Les auteurs donnent ensuite quelques nombres chromosomiques reportés dans le tableau général.

En 1933, J.-L. COLLINS poursuit l'étude génétique de ces *Ananas* à 75 chromosomes et confirme leur nature triploïde. Il étudie leurs caractères morphologiques et physiologiques puis leur comportement cytologique à la méiose. Le rapprochement des chromosomes y est très irrégulier, donnant naissance à des trivalents, bivalents, univalents en nombre variable suivant le cas. L'étude plus détaillée des processus aberrants de la méiose n'offre pas grand intérêt ici et nous n'en rapporterons pas les étapes, d'ailleurs sommairement décrites.

Une autre étude génétique rapide est encore consacrée à ce sujet par ce même auteur en collaboration avec KERNS en 1935. En 1936, ils signalent pour la première fois l'obtention d'*Ananas* tétraploïdes.

Mises à part ces recherches sur les *Ananas*, qu'il convient de ne pas négliger

(2) A l'heure actuelle, il paraît préférable d'appeler cette espèce *Ananas comosus* (L.) Merril (= *Bromelia comosa* L.).

en raison de l'importance économique de cette plante alimentaire, il faut citer, avant de passer aux travaux plus intéressants de Mlle LINDSCHAU et de Mme DOUTRELIGNE, les observations sommaires de H. MATSUURA et T. SUTO (1935) sur 4 Broméliacées. Ils qualifient à cette occasion les chromosomes somatiques du *Pitcairnia muscosa* Mart. de « representative of the smallest chromosome type hitherto known in higher plants ». Ils sont, d'autre part, en désaccord avec LINDSCHAU au sujet du nombre chromosomique du *Cryptanthus acaulis* Beer : ils le fixent à $n = 17$ alors que celle-là estime que $2n = 36$. Nous verrons dans la discussion cytotoxinomique lequel de ces deux chiffres paraît, *a priori*, le plus vraisemblable.

C'est à Margarete LINDSCHAU (1933) que l'on doit la plus importante contribution cytotoxinomique à l'étude des Broméliacées. Elle a, en effet, effectué 46 dénombrements chromosomiques nouveaux intéressant les principaux genres de la famille.

Dans une première moitié de son travail elle commente ses résultats numériques tandis que dans la deuxième elle s'essaye à diverses mesures volumétriques sur la taille des noyaux.

La première partie comportant essentiellement une suite de nombres chromosomiques nous n'y insisterons pas, reportant toutes ces données sur le tableau général. Nous n'en relèverons que les caractères originaux :

L'auteur ne peut que noter la petite taille des chromosomes et leur forme elliptique. Jamais ils ne laissent voir ou deviner le chromonéma dont ils sont théoriquement constitués ni leur constriction d'insertion.

Le nombre de base des *Pitcairnioideae* est vraisemblablement 25 d'après les dénombrements effectués. Cependant, note l'auteur, les Broméliacées sont des plantes de serres cultivées depuis fort longtemps et il est possible qu'elles soient assez hautement polyploïdes pour que 5 puisse être le nombre de base des *Pitcairniées*.

De même le nombre de base des *Tillandsioideae* semble être 8. Quant aux *Bromelia*, COLLINS et KERNS les ont jugés proches des *Ananas*. Leur nombre chromosomique est voisin de 100 mais une bonne plaque comportait 96 chromosomes. Auparavant, COLLINS et KERNS en avaient trouvé 48 en métaphase I. On peut donc, semble-t-il, les rapprocher, au contraire, des *Tillandsioideae*.

Chez l'*Aregelia microps*, bien que l'auteur n'ait compté que 124 chromosomes, le chiffre probable, reporté sur le tableau, est 126. Elle note à leur propos un fait qui se rencontre constamment dans les plaques métaphasiques des Broméliacées, à savoir la tendance des chromosomes à s'accoler étroitement de sorte que ces 126 chromosomes semblent ne former que 50 grosses unités.

De même chez l'*Aregelia coriacea*, et d'autres, qui possède 54 chromosomes somatiques, les plaques de méiose n'indiquent que 25 chromosomes... mais un examen approfondi révèle que 2 d'entre eux sont doubles.

Sur ces faits d'accouplement secondaire LAWRENCE (1931) est cité pour en avoir fait une étude spéciale comportant la bibliographie de la question.

Les mêmes difficultés de comptage se notent également chez les *Nidulariées*.

Parmi les *Aechmea*, qui tous ont 50 chromosomes, seul l'*A. hystrix* Morren en a 54. Mais, remarque LINDSCHAU, la position systématique de la plante est plutôt douteuse. Nous y reviendrons d'ailleurs.

Les *Bilbergia* sont, à juste titre, rapprochés des *Aregelia* et *Nidularium* en raison de la similitude de leur comportement caryologique en métaphase.

Il résulte donc des dénombrements effectués, une conclusion qui s'impose, dès que l'on compare les divers nombres chromosomiques de la famille, c'est que 3 séries peuvent être établies :

- 1) Les *Bromelia* + les *Tillandsioidea* à nombre de base $x = 8$;
- 2) Les *Cryptanthus*, *Aregelia*, *Nidularium*, *Bilbergia* à $x = 9$;
- 3) Les *Camistrum*, *Aechmea*, *Acanthostachys*, *Ananas* à $x = 25$.

Ayant eu l'occasion, lors de l'étude de la méiose, d'observer la structure de l'assise tapétale des Broméliacées, LINDSCHAU en rapporte les principaux caractères. Au début de la formation des cellules-mères, le tapis est fait de petites cellules à gros noyaux, puis les parois s'estompent et le tout constitue un ensemble plurinucléé. Les jeunes grains de pollen sont entourés de mucilage lequel ne tire pas son origine, comme le pensait TISCHLER, d'une liquéfaction des parois des cellules-mères mais plutôt d'une véritable activité glandulaire du tapis. Les cellules de celui-ci peuvent faire saillie dans la cavité anthéridiale mais n'émigrent pas à l'intérieur : quand le pollen a achevé sa formation, l'assise tapétale reste rigoureusement périphérique.

Les conditions, rapportées ensuite, de la genèse du gamétophyte, tant ♂ que ♀, dans la famille n'apportent guère de données nouvelles. Par contre, LINDSCHAU s'étend longuement sur une étude quantitative des rapports nucléaires :

KLIENEGER (1917) ayant émis l'hypothèse d'un rapport précis entre le nombre chromosomique et la taille du noyau, LINDSCHAU essaye d'en éprouver la valeur sur les Broméliacées qui, justement, contiennent beaucoup d'espèces polyploïdes.

Les mensurations calculées en divisions de micromètre (1,25 μ) d'après la fréquence des tailles montrent d'abord qu'il existe, dans une même espèce, diverses catégories nucléaires dont le volume varie comme 1, 2, 4, 8.

De toute façon, ces estimations ne permettent pas de mettre en évidence un rapport net entre la taille des noyaux et le nombre chromosomique. Souvent même, une espèce polyploïde a un noyau de taille inférieure à celui de l'espèce diploïde correspondante ; l'individu lui-même est fréquemment plus petit ; il est difficile de préciser si une diminution de taille des chromosomes en est corrélatrice mais ce n'est pas impossible.

L'*Aregelia microps* cependant, avec 126 chromosomes, a des noyaux nettement plus volumineux que ceux de l'*Aregelia carolinae* à 54, cela serait dû à l'accroissement de volume des chromosomes. La taille de l'individu est par ailleurs inférieure à la moyenne.

Pour LINDSCHAU, d'autre part, on rencontre chez les Monocotylédones des tailles nucléaires variables qui dérivent toutes d'une catégorie, dite de base, selon l'hypothétique théorie de la division de « protomères ». En effet, les mesures effectuées montrent que les noyaux des Broméliacées doublent rythmiquement de volume à partir d'une catégorie minimum.

Des nombreuses mesures de LINDSCHAU, il découle que si la plus petite catégorie dans le méristème correspond à 1 division de micromètre (noyau K_1) on peut trouver ailleurs des volumes doublés entre eux (K_2 et K_3), tandis que les noyaux quiescents sont curieusement moitié moins volumineux que la catégorie de base du méristème ($K_{1/2}$). Cette taille inférieure ne peut s'interpréter qu'en fonction de considérations sur le rapport nucléoplasmique.

Quand on observe un même organe, la feuille par exemple, considéré dans trois genres différents, on constate d'autre part que les catégories nucléaires dominantes sont les mêmes dans chacun des tissus constitutifs ; ainsi, chez les trois formes, les noyaux $K_{1/2}$ sont les plus fréquents dans l'épiderme et K_2 dans le tissu assimilateur, la seule conclusion qui ressorte donc assez nettement de toutes ces évaluations est le doublement rythmique du volume nucléaire, de l'existence de différentes catégories volumétriques plus ou moins localisées en des parties différentes de la plante.

En 1940, Soeur J. DOUTRELIGNE publie un Mémoire intitulé : « Les divers types de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames » dans lequel elle étudie, entre autres, plusieurs Broméliacées d'un point de vue surtout caryologique.

En raison des divergences qui apparaîtront entre ses interprétations et les nôtres, il est intéressant de noter dès maintenant que les techniques qu'elle utilise à cet effet sont différentes de celles employées dans ce travail. Mme DOUTRELIGNE fait ses fixations au moyen du liquide de Benda ou de Regaud (et non de Helly ou de Nawashin) et ses colorations essentiellement à l'hématoxyline et selon la technique de Neulgen.

Pour les Broméliacées, elle décrit un seul cycle de la mitose, estimant à juste titre que les différences entre espèces sont, à cet égard, minimales.

Après avoir signalé l'existence possible d'un micronucléole dans le noyau interphasique, l'auteur écrit : « ... le corps achromatique apparaît parfaitement homogène, c'est-à-dire qu'on n'y décèle aucune organisation réticulée ou filamenteuse... » ce qui ne veut pas dire, ajoute-t-elle, cependant, que cela implique l'inexistence de toute structure. Au contraire, remarquant l'absence d'auréole autour des euchromocentres dans les noyaux mal fixés, DOUTRELIGNE écrit : « ... ce qui indique que les euchromocentres ne plongent pas librement dans la substance du fond mais sont organiquement reliés au corps achromatique ».

Les observations du présent travail amènent effectivement à la conclusion que les noyaux quiescents des Broméliacées sont réticulés.

L'auteur note ensuite que ces euchromocentres prophasiques, très petits, sont toujours logés à la périphérie du noyau. Au cours de comptages, elle obtient « des chiffres parfois voisins du nombre diploïde mais toujours inférieurs à ce nombre ».

Prophase. — Les euchromocentres, seuls présents, après avoir grossi, se prolongent, suivant l'auteur, de filaments rectilignes donnant à ce stade chez *Billbergia* « des figures très claires de division longitudinale ».

La chromatinisation de ces prolongements aboutirait ensuite à la for-

mation de cordons allongés qui, plus tard se raccourciraient et s'épaissiraient. Malgré ce fait l'auteur refuse de qualifier, ainsi que l'ont fait LINDS-CHAU et MATSUURA et SUTO, les chromosomes métaphasiques de « sphériques ou ovoïdes » et tient à leur conserver le titre de « bâtonnets ». « Quant au nucléole, il persiste jusqu'au moment de l'apparition des calottes polaires (3) » et disparaît.

Métaphase. — Elle est du type normal, très régulière. La constriction médiane du chromosome, nette en prophase, s'estompe et disparaît « curieusement ».

Anaphase. — Les chromosomes anaphasiques sont en V et portent un renflement en massue sur une de leurs branches seulement — détail invisible d'ailleurs avec la coloration au Feulgen ajoute l'auteur.

Quant au fuseau il apparaît, après traitement, par le Benda ou le Regaud, d'une « homogénéité parfaite ».

Télophase et repos. — L'auteur ne s'attarde pas à préciser les détails de la télophase.

Elle compare ensuite un noyau au repos définitif et un noyau interphasique. Les seules différences notées « portent sur le volume des euchromocentres, beaucoup plus volumineux dans le noyau au repos tandis que le volume total du noyau et surtout celui du nucléole y sont notablement plus petits ».

Cette absence de mention de toute structure réticulée, pourtant caractérisée sur nos préparations, ne peut s'expliquer que de deux manières : ou par une erreur d'observation ou, plus probablement, par l'obtention d'images réellement différentes en raison de l'utilisation de fixateurs différents.

Cette idée s'accorde avec les résultats expérimentaux obtenus par C. DELAY qui ont amené cet auteur, en 1949, à ranger précisément le Regaud parmi les fixateurs « homogénéisants ».

Mais de tels écarts sont particulièrement troublants car ils conduisent à ranger tantôt dans les noyaux réticulés, tantôt dans les noyaux aréticulés une même structure c'est-à-dire à la mettre aux deux extrêmes de la classification caryologique suivant les techniques employées.

Considérant les noyaux quiescents (4), Mme DOUTRELIGNE en vient alors à se demander si l'augmentation de taille des chromocentres dans le noyau au repos est égale à la diminution corrélatrice du nucléole, le tout étant accompagné de celle du noyau lui-même. Des mensurations l'amènent à conclure d'une part que les volumes nucléolaire et nucléaire dans les deux cas sont du même ordre et, d'autre part, qu'il n'existe pas de rapport volumétrique précis entre ce que « perd » le nucléole et ce que « gagnent » les

(3) Nous ne les avons jamais observées dans nos préparations.

(4) Après l'exposé de nos conceptions il apparaît évident que les termes de « noyau quiescent » et « noyau interphasique » ne représentent pas les mêmes états dans les deux séries de travaux.

euchromocentres. Ceux-ci ne tirent donc pas directement leur substance de celui-là, comme on pouvait l'imaginer.

Rappelant que ces observations sur le nombre des euchromocentres, souvent inférieur à celui des chromosomes, présentent une certaine généralité et ont été signalés par de nombreux chercheurs (bien que parfois les deux chiffres soient égaux), DOUTRELIGNE envisage quatre hypothèses pour expliquer cette importante constatation :

« 1^o Les euchromocentres, ou certains d'entre eux, se divisent au cours de la prophase.

« 2^o Certains euchromocentres sont étroitement groupés ou accolés en interphase et se séparent en prophase avant d'évoluer directement en chromosomes.

« 3^o Certains euchromocentres se forment *de novo* en prophase pour évoluer directement en chromosomes.

« 4^o Certains euchromocentres, par suite de leur petitesse, perdent totalement ou presque leur chromatocité en interphase et, de ce fait, échappent pratiquement à la numération. »

L'auteur estimant la troisième hypothèse « pour vraisemblable » admet la quatrième qui se justifierait par la taille effectivement petite des euchromocentres.

Pour accepter une des deux premières hypothèses il aurait fallu en effet, note-t-elle, observer des aspects transitionnels de clivage ou de dédoublement de chromocentres, que, pour sa part, elle n'a jamais relevé.

Le présent travail, au contraire, contribue à montrer que de tels aspects existent chez les Broméliacées de façon constante.

Pour terminer, l'auteur émet une théorie originale sur la formation du nucléole à la télophase qu'elle fait dériver d'une substance accolée aux chromosomes anaphasiques et dont l'origine serait peut-être fusoriale.

Signalons enfin qu'en 1961 DIERS a compté 50 chromosomes somatiques chez le *Puya cardenasii* L. B. Smith.

RECHERCHES PERSONNELLES

MATERIEL ET TECHNIQUES

La mitose somatique a été étudiée dans les méristèmes radiculaires ou plus rarement dans les tissus de l'ovaire. Les racines ont été prélevées de préférence par des matinées ensoleillées, sur des plantes en pots cultivées dans les serres du Muséum. Contrairement aux remarques de LANDSCHAU, aucune difficulté n'a été rencontrée dans la mise en évidence des mitoses.

Treize espèces ont été examinées qui ne l'avaient jamais été de ce point de vue, et en particulier une du genre *Portea* pour lequel aucune donnée caryologique n'était connue. Ce sont :

	Origine
<i>Aregelia spectabilis</i> Moore	Brésil
— <i>sarmentosa</i> (Regel) Mez	—
— <i>princeps</i> (Bak.) Mez	—
<i>Nidularium angustifolium</i> Ule	—
<i>Canistrum aurantiacum</i> Morr.	—
— <i>amazonicum</i> (Linden et André) Mez	—
<i>Portea kermesina</i> Brong.	—
<i>Aechmea candida</i> Morr.	—
<i>Billbergia Saundersii</i> Hort. ex C. Koch	—
— <i>iridifolia</i> (Nees et Mart.) Lindl.	—
<i>Pitcairnia integrifolia</i> Gawl.	Antilles
<i>Vriesea splendens</i> (Brongn.) Lem.	Guyane
<i>Tillandsia variegata</i> Schlechtend.	Mexique

Le matériel a été fixé au moyen des liquides de Helly ou de Nawashin (modifié par Karpechenko). Les coupes longitudinales et transversales ont été faites à 6 μ .

L'hématoxyline de Heidenhain n'a été que rarement utilisée pour les colorations car elle présente le défaut de trop empâter les images, (ou, inversement, insuffisamment suivant les cas) et de colorer également le chondriome, ce qui, vue la taille des chromosomes dans les plantes étudiées, peut conduire à des erreurs d'interprétation. Aussi est-ce la technique nucléale de Feulgen qui a été employée de préférence avec, pour contraster, le vert lumière.

D'autres coupes furent traitées au violet-cristal (méthode Clausen-Oehlkers). Cette méthode, rapide, donne des résultats souvent excellents mais d'inégale valeur. Elle est, en outre, inapplicable après fixation au liquide de Helly.

RÉSULTATS

Le cycle de la mitose des Broméliacées est d'une remarquable homogénéité dans la famille. Aussi, décrira-t-on d'abord une espèce prise comme type, le *Pitcairnia integrifolia* Mez en donnant le maximum de détails à son sujet. On considérera ensuite le type du *Vriesea splendens* Brongniart qui s'en distingue par certains caractères. Puis les différentes espèces étudiées seront successivement passées en revue plus rapidement.

1^o ÉTUDE DÉTAILLÉE D'UNE BROMÉLIACÉE TYPE : LE *PITCAIRNIA INTEGRIFOLIA* GAWL.

ANATOMIE ET MORPHOLOGIE.

Les racines de cette espèce présentent une anatomie voisine de celle que l'on retrouve chez les autres Broméliacées. Le caractère le plus apparent réside dans l'existence d'une assise corticale périphérique aux cellules très

aplaties horizontalement qui, en coupe transversale, présentent des noyaux volumineux parce qu'aplatis eux-mêmes et se prêtent ainsi particulièrement bien à une étude caryologique.

Cet aplatissement explique que l'assise paraisse posséder plusieurs noyaux par cellule. En fait chacune est uninucléée ainsi que le montrent les coupes longitudinales.

Plus intérieurement on observe une écorce externe aux cellules plus vacuolisées surtout dans les régions inférieures. Vient ensuite une écorce interne dont les cellules rayonnent autour de l'endoderme : mais il ne s'agit pas d'une croissance secondaire : ces rayons proviennent d'initiales tout à fait supérieures dont la prolifération donne ces travées régulières. Le cylindre central est constitué de cellules plus fortement chromatiques et allongées longitudinalement.

L'écorce externe du *Pitcairnia integrifolia* est, dès les régions voisines du méristème, caractérisée par ses paquets de raphides mesurant ici $17 \mu \times 9 \mu$; $19 \mu \times 8 \mu$, etc... Un volume commun les caractérise donc approximativement. Il sera plus intéressant d'y revenir ainsi que sur leur mode de formation au cours de l'étude d'espèces plus favorables.

LES NOYAUX QUIESCENTS.

Au repos, le noyau, tel qu'on l'observe en des régions éloignées du méristème, est typiquement réticulé : sa taille varie autour de $6 \times 7 \mu$. Le réseau, bien qu'assez pâle et ténu y est nettement visible et dense. Sa chromatocité est faible, d'autant plus qu'à cet état il n'y a pratiquement pas de chromocentres. Tout au plus, dans certains noyaux, on observe-t-on quelques-uns, en nombre impossible à préciser car ils se confondent avec le réseau dont ils ne constituent que des différenciations plus chromatiques.

Il existe généralement un seul nucléole, volumineux (plus de 2μ de diamètre). Parfois, plus fréquemment peut-être que dans les noyaux en activité, il y en a deux. Aucun micronucléole n'est visible. Certains nucléoles sont elliptiques, voire très allongés et très généralement, ils sont structurés, ce qui est, d'ailleurs, habituel chez les Broméliacées. Ils renferment, en effet, de 1 à 5 éléments, parfois très réfringents, et qui deviennent opaques en changeant la mise au point (ce qui pourrait indiquer une nature cristalline plutôt que vacuolaire ?). Les corpuscules sont visibles jusqu'à la fin de la prophase (Pl. II, fig. 1).

A un autre point de vue, il semble qu'à une différenciation donnée corresponde, sinon une structure, du moins une allure caryologique propre.

C'est ainsi qu'au centre du cylindre central, dans la région qui donnera la moelle, on observe une grosse cellule à cytoplasme abondant dont le noyau, volumineux, est très différent de celui des cellules environnantes.

La chromatine y est très pâle, les chromocentres peu nombreux, le nucléole énorme et très chromophile. L'aspect général rappelle celui d'une oosphère au repos.

Par contre, les noyaux du cylindre central dans sa partie distale sont toujours très chromatiques et notamment les chromocentres. Ceci pourrait

être en rapport avec une forte hydratation car le même phénomène se retrouve dans les cellules tout à fait périphériques.

De toute façon ces noyaux quiescents présentent tous un réticulum net; il n'y a pratiquement pas de chromocentres différenciés: suivant la classification de C. DELAY, ils sont « réticulés » (5). Cette description ne correspond absolument pas à celle de DOUTRELIGNE pour qui ces noyaux quiescents sont « aréiculés euchromocentriques », les euchromocentres étant même alors plus volumineux qu'en interphase.

INTERPHASE ET PROPHASE.

Les noyaux interphasiques diffèrent peu dans leur aspect des noyaux quiescents. Ils sont caractérisés par la présence, sur le réseau, de plus nombreux chromocentres. Leur nombre est variable et d'autant plus élevé que la prophase s'approche davantage (Pl. II, fig. 2).

1. Au début de la prophase certains chromocentres, devenant plus chromatiques et plus volumineux, apparaissent disposés par paires, avec accollement plus ou moins marqué. Le réseau est encore très nettement visible.

A côté de ces couples caractéristiques et relativement peu nombreux à un moment donné, les autres chromocentres demeurent isolés. Mais, moins colorés, il est probable qu'ils sont à un stade d'évolution différent et que certains d'entre eux, au moins, donneront naissance à des couples (fig. 3) car il est bien évident que les différents constituants nucléaires ne subissent pas une évolution parfaitement synchrone pendant la prophase.

Il est difficile toutefois de préciser l'origine comme la signification de ces paires de chromocentres. Représentent-elles un réel clivage (ou un dédoublement) d'un chromocentre interphasique, comme leur aspect identique et leur contiguité intime le suggèrent fortement, chacun en donnant deux? Ou simplement s'agit-il de la différenciation et de l'individualisation (soulignée par une chromatocité supérieure) de nouveaux chromocentres par contraction du dolichonéma déroulé durant la télophase-interphase... individualisation immédiatement suivie d'un intime rapprochement? Il serait prématuré de le préciser.

2. A cette première image prophasique, vraisemblablement brève, en succède une autre: elle s'observe dans des noyaux plus volumineux dont le réseau est moins visible. Il en reste cependant quelques travées. Les couples précédemment décrits ressortent ainsi davantage mais, maintenant, leurs constituants se sont écartés l'un de l'autre. Chacun d'eux, encore de petite taille mais très chromatique, se tient en effet à l'une des extrémités d'un cordon achromatique qui les unit. Ce cordon de longueur variable mesure en général un peu plus de 1μ soit 2 à 3 fois la longueur des chromocentres élémentaires. Cette image semble correspondre assez bien à celle, souvent décrite dans les noyaux à chromocentres, sous le terme de « stade en haltère ».

(5) Avec les réserves qui s'imposeront quant à la taille des chromosomes.

Ces ensembles ayant la signification des chromocentres doubles sont allongés et suspendus dans la caryolymphe, reliés éventuellement par des restes de réseau, en même temps, rappelons-le, que subsistent quelques chromocentres apparemment simple (Pl. II, fig. 4).

3. Rapidement, cependant, les parties distales chromatiques convergent l'une vers l'autre, la matière colorée paraissant s'écouler dans le cordon achromatique qui devient à son tour rose, les extrémités le restant toutefois davantage. On aboutit ainsi à un noyau pratiquement sans réseau qui contient un certain nombre de cordons plus chromatiques de 1μ dont les parties terminales sont un peu plus colorées que le centre. Ceci semble correspondre aux descriptions de DOUTRELLIGNE, mais cet auteur les interprète différemment. Partant, comme on sait, d'un noyau euchromocentrique, elle considère en effet cette figure comme représentant la poussée de « filaments rectilignes » sur les euchromocentres originels, la partie moins colorée constituant, selon elle, la « constriction d'insertion » de l'euchromocentre.

Cette interprétation n'est pas acceptable quand on connaît l'origine α surtout le devenir de telles formations.

1. En effet la concentration déjà amorcée s'intensifie progressivement dans un fond achromatique où seul le nucléole, devenu même plus volumineux (plus de 3μ de diamètre), persiste. Le noyau lui aussi a augmenté de taille, mais de façon peu sensible encore. Cette concentration accompagnée d'un raccourcissement et d'une chromatocité accrue aboutit à donner l'aspect caractéristique d'une prophase évoluée de Broméliacée.

Dans le fond clair, les masses chromatiques, plus ou moins allongées sont assez nombreuses, environ 25 ici, mais un examen plus approfondi montre toujours que la plupart ont une nature double marquée par une constriction (6) (Pl. II, fig. 5).

Comme le remarque DOUTRELLIGNE, le nombre de ces masses chromocentriques (7) est toujours inférieur de façon notable au nombre chromosomique de l'espèce. En effet, elle compte un maximum de 34 éléments pour un *Pitcairnia* à 50 chromosomes métaphasiques. Ce chiffre n'est qu'un maximum car d'autres numérations conduisent à des nombres variant entre 26 et 34. En fait, dans des prophases très évoluées on peut même arriver jusqu'à 40 masses chromatiques.

(6) Il ne peut s'agir d'une constriction d'insertion pour plusieurs raisons :

— L'apparition par paires *parallèles* des chromocentres au début de la prophase.

— Dans certaines espèces on peut voir ces cordons nettement constitués de 3 chromocentres successifs, ou davantage : Or, il ne peut y avoir 2 constructions d'insertion à la fois (Pl. II, fig. 1).

— La partie centrale moins colorée représente parfois plus du tiers de la longueur du cordon, ce qui semble beaucoup dans une hypothèse telle que celle de DOUTRELLIGNE.

— L'augmentation du nombre des chromocentres au cours de la prophase indique ainsi que les élargissements observés qu'il y a bien division à partir de cette constriction.

— Il n'y a pas de constriction en métaphase.

(7) Pour cet auteur de telles numérations correspondent à des noyaux *interphasiques*. Mais les dessins et les descriptions qu'elle donne montrent à l'évidence qu'en fait ces « *euchromocentres interphasiques* » correspondent à nos « *masses chromocentriques* » *prophasiques*.

Or, une telle variabilité s'explique aisément quand on connaît les stades suivants de la prophase. En effet, on peut alors observer des dédoublements, définitifs cette fois, de ces masses chromatiques, ce qui confirme, si l'on peut dire, leur nature double fondamentale, dédoublements qui aboutissent à multiplier les chromocentres et à donner les chiffres intermédiaires observés. Des figures transitionnelles nombreuses de ce clivage s'observent en effet assez fréquemment dans les noyaux prophasiques.

Ils consistent en une séparation de plus en plus prononcée des deux extrémités de la masse chromatique en même temps que chacune prend la forme de chromosome en s'allongeant parallèlement. Il est probable toutefois que toutes les figures représentant cet état ne correspondent pas à un clivage en formation mais que certaines résultent de rapprochements secondaires entre chromosomes homologues. Il n'en reste pas moins vrai que les aspects transitionnels de la séparation sont indubitables. Remarquons d'ailleurs que le nombre minimum de chromocentres prophasiques est voisin de 25, c'est-à-dire de la moitié du nombre somatique de l'espèce.

Lorsque la prophase est sur le point de s'achever, il existe ainsi un nombre élevé de masses chromatiques dont plusieurs sont disposées par couples indiquant un récent clivage, sur un fond opalescent incolore. Le volume du noyau durant toute cette évolution avait sensiblement augmenté (de $6 \times 7 \mu$ jusqu'à $9 \times 7 \mu$ au maximum) et le nucléole était resté présent plus volumineux qu'au début, avec ses différenciations structurales caractéristiques.

Comme le souligne DOUTRELIGNE, les euchromocentres sont souvent accolés à la membrane nucléaire en fin de prophase. Cependant au début, tout au moins, ils semblent pouvoir baigner librement dans la caryolymphe.

Afin de simplifier l'exposé, nous avons négligé de tenir compte de l'existence possible d'un mégachromocentre prophasique mais son existence n'étant pas rigoureusement constante nous n'y insisterons pas.

Remarquons pour terminer que, malgré ces clivages, il n'a jamais été observé de prophases comptant 50 chromosomes. Il est vraisemblable que les ultimes dédoublements sont extrêmement tardifs et qu'ils s'effectuent en prémétaphase ou même au début de la métaphase.

MÉTAPHASE.

C'est en prémétaphase que les chromosomes ont acquis leur extrême chromatocité, encore plus marquée que dans les fins de prophase.

Le nucléole est toujours absent de la plaque équatoriale. La taille des chromosomes est de $0,6 \times 0,3 \mu$ pour les plus grands et de $1/5$ de μ pour les plus petits. Comme le constate DOUTRELIGNE, on ne peut qualifier les premiers de sphériques; ils sont plutôt elliptiques. Toutefois, les plus petits sont nettement punctiformes. En outre la séparation des chromosomes n'est pas toujours parfaite et des sortes de ponts chromatiques peuvent les relier. Ceci nous confirme dans l'idée que les derniers dédoublements sont extrêmement tardifs.

Toutefois le nombre somatique du *Pitcairnia integrifolia* a été fixé à

$2n = 50$, chiffre correspondant à ceux précédemment trouvés dans le genre par LINDSCHAU, TAYLOR, et MATSUURA et SUTO (P. II, fig. 6).

Observés de profil à ses débuts la métaphase offre l'image d'une ligne colorée intensément sans fuseau visible. Seule, une opalescence diffuse (ressemblant à la caryolymphe prophasique) entoure cette ligne. Mais cependant, plus tard, une différenciation des fibrilles fusoriales se reconnaît aisément; quoique très fine, cette structure est indubitable surtout aux alentours de la plaque. Elle correspond d'ailleurs davantage à une orientation des réfringences qu'à un fuseau défini (fig. 7). DOUTRELIGNE, cependant, niait l'existence de ces fibrilles probablement à cause de l'emploi de fixateurs différents.

D'autre part, ni asters, ni calottes polaires n'ont jamais été observés.

ANAPHASE.

Les chromosomes métaphasiques se clivent suivant toute leur longueur donnant naissance à deux ensembles chromosomiques qui se dirigent chacun vers l'un des pôles du fuseau. Observée en vue polaire une telle plaque frappe par la dimension minuscule des chromosomes qui, alors, sont tous d'une taille avoisinant le $1/5$ de μ . Ils sont en outre moins intensément colorés que les chromosomes métaphasiques de sorte que leur aspect général les rapproche davantage des chromocentres interphasiques que des chromosomes typiques (Pl. II, fig. 8).

En vue de profil, le fuseau apparaît nettement avec ses fibres fusoriales. Lors de la montée aux pôles, les chromosomes ne présentent pas, et pour cause, l'aspect en U indiqué par Mme DOUTRELIGNE. Ils sont pontiformes, même en vue latérale. Ils sont d'ailleurs généralement confondus en une ligne colorée, où les détails n'apparaissent pas. Aussi, est-il impossible de confirmer ou de réfuter les vues de DOUTRELIGNE décrivant une des deux branches « du U » terminée en massue. La taille déjà suffisamment petite des chromosomes ne permet pas en effet une telle précision. Il est vrai que l'auteur indique que ces détails, visibles à l'hématoxyline, ne le sont pas avec le Feulgen.

TÉLOPHASE.

A leur arrivée aux pôles, les deux noyaux téléphasiques sont distants de $7,7 \mu$ environ, ce qui correspond à la taille d'un noyau prophasique. Dans le cylindre central où les cellules sont plus allongées, on constate également que le fuseau, lui aussi, est plus allongé.

Le noyau téléphasique nouvellement formé constitue une masse intensément colorée où les détails sont très difficilement visibles. Il mesure alors environ $3 \times 2 \mu$. Le caryolemme apparaît rapidement et le noyau augmente de volume. Les chromosomes sont très chromophiles, plus, semble-t-il, qu'en anaphase. Puis, petit à petit, la caryolymphe se forme et les écarte. Bientôt un espace plus clair marque l'emplacement du futur nucléole, car, à la différence d'autres espèces, chez le *Pitcairnia integrifolia*, il ne s'en forme qu'un. Celui-ci est, dès le début, reconnaissable à ses corpuscules réfringents

qui se confirment donc par leur constance remarquable en être un constituant important. Ils apparaissent symétriquement dans les 2 noyaux-fils.

Le volume nucléaire augmentant toujours rapidement, on constate ensuite que les chromosomes sont unis par d'épais cordons chromatiques qui constituent le début du réseau. Celui-ci est cependant plus épais qu'en prophase et offre à ce stade un aspect veiné caractéristique (Pl. II, fig. 9). Par accroissement de taille et dilution de la chromatine, on se rapproche ainsi progressivement d'un état analogue à l'interphase et qui n'en diffère que par la taille plus réduite. Une étape est encore à franchir cependant, au cours de laquelle on observe que plusieurs chromosomes, dont la taille est celle des chromocentres minuscules, se groupent par deux. Cette figure caractéristique représente un rapprochement des chromosomes télophasiques donnant naissance à des chromocentres vrais, moins nombreux, épars sur le réseau (1-10). Lorsque ceux-ci sont formés, alors seulement le noyau entre en interphase.

Cette fusion, plus ou moins prononcée, permet de comprendre l'apparent « clivage » que l'on observera peu après en prophase débutante. Celui-ci, en effet, aura pour effet de séparer à nouveau les préchromosomes ici réunis.

Lors du passage d'un noyau à l'état quiescent, les images sont les mêmes mais les chromocentres perdent presque totalement leur individualité ce qui peut être interprété comme une despiralisation du dolichonéma.

2^o MITOSE DE *VRIESEA SPLENDENS* (BRONGN.) LEMAIRE

Cette espèce, prise comme type des *Tillandsioideae*, de structure caryologique un peu particulière dans la famille, suit toutefois des modalités d'évolution nucléaire analogues à celles qui viennent d'être décrites. De ce point de vue, elle ne se distingue finalement des autres espèces que par une chromatocité beaucoup plus marquée corrélative à l'existence de chromosomes de taille plus grande. Cependant l'allure générale en est suffisamment différente à première vue pour justifier qu'on la considère à part.

Les racines étudiées ont un diamètre notablement plus petit que chez le *Pitcairnia integrifolia* et leur morphologie est un peu différente. Les raphides aussi sont de taille très supérieure: $40 \times 11 \mu$; $44 \times 8 \mu$. Leur origine a pu être suivie dans ses grandes lignes; les premières raphides apparaissent très tôt, souvent dans le méristème lui-même. Elles sont localisées à des régions à peu près définies de l'écorce et leur orientation est généralement longitudinale. Ce sont des formations intravacuolaires et dans leur stade jeune on peut voir le noyau qui ne présente aucune différenciation notable par rapport à ses voisins, aplati dans le protoplasme par la poussée de la vacuole volumineuse. Puis apparaît une substance informe, réfringente, faisant penser à de la gomme, dont l'origine précise n'a pu être suivie exactement mais qui, vraisemblablement, est un précipité vacuolaire.

Dans un stade plus avancé, cette substance prend une forme plus parallépipédique et intérieurement se dessinent les prismes-unités d'oxalate donnant à l'ensemble l'aspect d'un treillis réfringent. Puis la forme défini-

tive s'établit progressivement tandis que la partie vivante, protoplasme et noyau, s'estompe et disparaît et que la poche à raphides s'accroît.

NOYAU QUIESCENT.

Comme dans l'exemple précédent, le noyau au repos est réticulé avec peu de chromocentres. Le réticulum, toutefois, coloré ici par le violet-cristal, est très bien marqué, intensément coloré, dense et est donc nettement du type *Allium*.

Il n'y a pas de différenciation caractérisée de cellule initiale de la moelle. Par contre, celles de la coiffe et du cylindre central ont leur aspect particulier décrit précédemment. La taille moyenne du noyau quiescent est de $7 \times 7 \mu$. Il contient un nucléole assez volumineux (plus de 2μ de diamètre) qui la plupart du temps est disposé, non pas au centre, mais à la périphérie, contre la membrane nucléaire. Des vacuoles et formations cristallines peuvent y être observées. Souvent d'ailleurs ce sont deux nucléoles, rarement trois que l'on rencontre. On peut rapprocher cette constatation du fait que l'on a affaire à une espèce hexaploïde.

NOYAU INTERPHASIQUE.

Leur aspect est tout à fait caractéristique et on peut, sans difficulté, les distinguer aussi bien des noyaux au repos que de ceux en prophase. On les trouve essentiellement dans la zone méristématique, très peu ailleurs, et leur taille est plutôt inférieure à celle des noyaux au repos ($6,5 \times 4,5 \mu$).

Le réseau est moins marqué que dans l'état quiescent. La plus grande partie de la chromatine y est concentrée dans 8 chromocentres assez importants (plus de 1μ) et très fortement colorés. Ce nombre, qui constitue le minimum observé, est intéressant, car il présente justement le nombre de base de l'espèce. Il semblerait donc que dans le noyau interphasique le matériel chromatinien de tous les chromosomes homologues des 6 génomes se soit rassemblé dans chacun des 8 chromocentres (Pl. 11, fig. 11).

PROPHASE.

Le déroulement de la mitose chez le *Vriesea splendens* et le *Pitcairnia integrifolia* est comparable dans ses grandes lignes; il existe cependant des différences de détail caractéristiques des deux espèces. De plus, deux modes un peu différents d'évolution peuvent se reconnaître chez le *Vriesea splendens* selon que le noyau que l'on observe est situé dans une zone où les phénomènes caryologiques sont très intenses ou bien, le méristème proprement dit étant plus éloigné, dans une zone où les divisions nucléaires sont plus sporadiques.

1. Dans ce dernier cas se différencie en effet peu à peu du réticulum, nettement marqué alors, des cordons chromatiques allongés, flexueux. Leur individualisation est extrêmement progressive et est corrélative d'une notable augmentation de volume du noyau et du nucléole. Ces cordons sont hétérogènes c'est-à-dire qu'ils sont constitués de parties élémentaires juxtaposées. De plus, conservant initialement des liens avec les restes de

réseau leur forme n'est pas parfaitement définie et plusieurs même peuvent être entremêlés.

Cette hétérogénéité de structure conduit à penser qu'ils représentent une partie du réseau dérivant de plusieurs chromosomes télophasiques. Dans des cas très favorables en effet on peut voir se succéder sur toute la longueur une suite de parties plus chromatiques. Plus précisément on peut, par hypothèse, admettre que chacun de ces cordons est constitué par les 8 chromosomes homologues du stock hexaploïde de l'espèce (Pl. II, fig. 12).

Dans un stade plus avancé de la prophase, après s'être bien individualisés à partir du réseau désormais inexistant, ces cordons prennent une forme plus définie, en manchon régulier, cylindrique.

Au fur et à mesure qu'ils se contractent et s'épaissent, leur coloration devient encore plus forte. Il apparaît ainsi que chacun, de par ce rétrécissement, constitue un double amas chromatique, tout à fait homologue des masses chromatiques décrites chez le *Pitcairnia integrifolia*. En effet, progressivement, ces masses se séparent l'une de l'autre par un véritable dédoublement ce qui a également pour effet d'augmenter le nombre des chromocentres baignant dans la caryolymphe et d'approcher ainsi de plus en plus le nombre somatique de l'espèce. Chacun de ces éléments mesure alors $1\ \mu$ à $1,5\ \mu$, tandis qu'à l'état de cordon ils atteignaient 2 à $3\ \mu$.

La prophase achevée présente donc exactement le même aspect que chez le *Pitcairnia integrifolia*: masses chromatiques intensément colorées, souvent disposées 2 par 2 dans une caryolymphe homogène plus ou moins opalescente.

2. La prophase telle qu'elle se déroule chez un noyau en pleine zone méristématique est à vrai dire peu différente. Ce n'en est en somme qu'un « développement condensé ». En effet, partant d'un réseau déjà très diminué et à chromocentres bien individualisés tous les états représentant la différenciation des cordons chromatiques seront sautés ce qui, vu leur longue durée, exagère les différences.

En effet les 8 chromocentres de base se clivent directement ce qui conduit plus rapidement à l'individualisation d'un nombre assez élevé de masses chromatiques. En fait, ces masses peuvent éventuellement s'allonger aussi en cordons. Puis le cycle de la prophase est évidemment commun dans les deux modalités.

Quant au nucléole, il est resté durant toute cette évolution. De nombreuses figures de fusion ou de scission ont pu être observées sur lui, représentées par des formes allongées, étirées. Elles seront étudiées avec plus de détail dans des espèces plus favorables.

MÉTAPHASE.

En vue polaire les chromosomes sont allongés suivant toute leur longueur dans le plan équatorial. On n'observe plus trace de nucléole. Le nombre somatique de l'espèce est $2n = 48$. DOUTRELIGNE, bien qu'elle ne fasse pas allusion à cette numération dans son texte, dessine une plaque contenant 46 chromosomes. Il est vraisemblable toutefois que l'auteur s'attachait

à l'allure générale des constituants et non à leur nombre exact. D'ailleurs, dans des dessins de plaques anaphasiques, elle n'en indique plus que 44 et 42.

Les chromosomes ne sont pas tous semblables chez le *Vriesea splendens*. Alors qu'il n'est guère possible de reconnaître 36 chromosomes, tous de taille moyenne, il est au contraire aisé d'en distinguer 6, très petits, punctiformes presque, et 6 beaucoup plus grands que les autres, puisqu'ils dépassent 1 μ de longueur (P. 111, fig. 7). La présence de ces 12 chromosomes caractéristiques suggère que l'espèce est hexaploïde et que le nombre de base est 8. Cela d'ailleurs est tout à fait en conformité avec les résultats précédemment obtenus avec les espèces de la sous-tribu.

D'autre part, la taille des chromosomes, relativement grande pour la famille, explique probablement en partie la différenciation caryologique particulière de l'espèce et la chromatocité plus marquée des noyaux.

En vue de profil, le fuseau prend nettement un aspect fibrillaire.

ANAPHASE.

Le clivage des chromosomes métaphasiques s'effectue normalement dans le sens longitudinal et les deux ensembles ainsi séparés gagnent chacun un des pôles du fuseau.

Comme l'indique DOUTRELIGNE les chromosomes sont effectivement plus condensés en anaphase. Ils ont un aspect ramassé, en massue et sont disposés parallèlement aux fibres du fuseau. Leur forme ovoïde ne suggère cependant en aucune façon un U et, de même que chez l'espèce précédente, aucune constriction d'insertion n'est visible.

TÉLOPHASE.

Plus épais et colorés que chez la *Pitcairnia*, les chromosomes, au début de la télophase, s'accolent en un ensemble indistinct. Mais bientôt, avec l'augmentation de taille du noyau, on peut discerner les constituants. Les chromosomes sont plus petits mais encore fortement colorés. Ils ne dépassent pas beaucoup 0,2 μ . Le ou les nucléoles apparaissent ensuite à un stade plus avancé. Dans un cas au moins, 4 nucléoles ont pu être distingués au début. Il est vraisemblable qu'ensuite des fusions s'opèrent.

Le volume nucléaire augmentant progressivement on constate ensuite que les chromosomes sont rapprochés les uns des autres et reliés, à courte distance, par des ponts chromatiques. Ces ponts s'établissent suivant des lignes orientées et non encore en réseau étoilé. Ces liens préférentiels relient vraisemblablement les chromosomes homologues et représentent l'armature de ce qui, en prophase, donnera les cordons chromatiques.

Dans les méristèmes, cette évolution se poursuit naturellement vers l'état interphasique, en gardant sur le réseau ténu des zones plus colorées, correspondant aux régions où plusieurs chromosomes restent groupés les uns auprès des autres.

Ailleurs, quand les noyaux deviennent quiescents, ces chromosomes se séparent, diminuent de volumes tout en devenant moins colorables, pendant que le réseau apparaît de plus en plus développé.

3° PRINCIPAUX CARACTÈRES DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Nous allons considérer tour à tour les espèces, dans l'ordre de la classification de MEZ, nous attachant surtout aux similitudes ou aux différences, aux nombres chromosomiques et à certaines particularités intéressantes.

1. — Sous-famille des BROMELIOIDEAE

1) Tribu des INTEGRAE

Aucune espèce de cette famille n'a pu être étudiée ici. Cependant, des études caryologiques antérieures ont porté sur les genres *Cryptanthus* et *Bromelia*. Rappelons qu'un désaccord s'était élevé entre LINDSCHAU (1933) et MATSUURA et SUTO (1935) sur la valeur de $2n = 36$, les seconds $n = 17$. Il semble cependant, *a priori*, que le chiffre donné par LINDSCHAU soit le plus admissible : en effet, le nombre de base 17 ne se rencontre nulle part ailleurs dans la famille tandis que celui de 9 y est très fréquent. D'autres *Cryptanthus* ont d'ailleurs incontestablement 36 chromosomes. Nous verrons, d'autre part, que certains chromosomes peuvent s'accoler intimement en métaphase et fausser ainsi par défaut la numération.

2) Tribu des PORATAE

1. Sous-tribu des DISTEGANTHINAE

Aucun dénombrement n'a jamais été effectué dans cette subdivision.

2. Sous-tribu des NIDULARIINAE

Au point de vue caryologique, les genres *Nidularium*, *Aregelia*, *Canistrum*, ont été étudiés.

a) Genre *Aregelia*

Six comptages effectués par LINDSCHAU indiquent un nombre de base égal à 9, ($2n = 54$ ou 126). Dans ce travail on a considéré 3 espèces d'*Aregelia*.

Aregelia princeps (Bak.) Mez.

Sous l'appellation de *Nidularium princeps* MORREN, LINDSCHAU en avait fixé le nombre diploïde à 54. En fait, les différences mêmes systématiques entre les *Aregelia* et les *Nidularium* ne sont pas très importantes et les synonymies sont très fréquentes entre les deux genres.

Le cycle de la mitose suit les mêmes étapes que chez le *Pitcairnia integrifolia*. On peut noter l'existence de raphides mesurant environ $7 \times 18 \mu$ et la présence exceptionnelle, sur le pourtour du cylindre central, de quelques cellules à noyaux géants, polysomatiques vraisemblablement, possédant 3 nucléoles. On retrouvera ces mêmes éléments chez le *Billbergia Iridifolia*. Leur structure n'est cependant pas différente de celle des noyaux voisins.

Dans tous les *Aregelia*, la prémétaphase est à la fois précoce et de longue durée. Le nucléole y persiste encore, bien coloré et délimité. Peu de dédoublements s'étant effectués en prophase, on compte alors environ 36 préchromosomes, soit 4 fois le nombre de base. Puis un état stable se maintient en métaphase bien définie aux alentours de 48 chromosomes. Ce nombre se rencontre assez fréquemment dans de bonnes plaques équatoriales. Cependant l'espèce possède bien avec certitude les 54 chromosomes caractéristiques du genre. Elle est donc hexaploïde. Ce fait, extrêmement curieux, de variabilité apparente du nombre des chromosomes se rencontre dans toute la sous-tribu. Il faut le rapprocher du déroulement particulier de la mitose des Broméliacées au cours de laquelle on constate à l'évidence une forte attraction et agglutination entre chromocentres. Le fait a d'ailleurs été remarqué par LINDSCHAU, comme nous l'avons précédemment relaté. La culture en serre chaude n'est peut-être pas étrangère au phénomène. D'autre part, le type caryologique de l'espèce ne permet pas de le rapprocher des *Tillandsioideae* qui, eux, ont bien 8 comme nombre de base. Les chromosomes sont très souvent disposés 3 par 3 (parallèlement opposés par une de leurs pointes). Ce sont des unités de taille toujours inférieures au μ , punctiformes ou ovales, voire en très courts bâtonnets ce qui, évidemment, n'est pas pour gêner les rapprochements observés.

Aregelia sarmentsa (Regel) Mez.

Il n'y a pas de différences sensibles avec l'espèce précédente. Les coupes, faites dans les racines aériennes, montrent l'existence, autour de la racine, d'un manchon de cellules vides à rôle protecteur et la présence de raphides. Dans les racines terrestres de petit diamètre, les noyaux interphasiques présentent cependant des chromocentres peu nombreux assez fortement colorés et se clivant directement un peu comme chez le *Vriesea splendens*. On ne peut toutefois pas rapprocher les 2 espèces.

La prémétaphase est de longue durée, à nucléole persistant et là aussi le nombre diploïde est $2n = 54$ chromosomes, parfois groupés en 48 (c'est-à-dire que, dans cette espèce hexaploïde, 2 chromosomes par génôme ont tendance à s'accoler). Ils ne diffèrent guère dans leur taille ni dans leur morphologie de ceux de l'espèce précédente (Pl. III, fig. 8).

Aregelia spectabilis (Moore) Mez.

Il a un cycle de mitose qui suit les mêmes développements que le *Pitcairnia*.

b) Genre *Nidularium*

Les dénombrements de LINDSCHAU attribuent au genre 54 chromosomes somatiques.

Nidularium angustifolium Ule.

Il a montré une structure caryologique et une caryocinèse de type *Pitcairnia* ou *Aregelia*. Comme cela apparaît dans d'autres espèces, on remarque une différenciation structurale des noyaux des cellules initiales des vaisseaux

dont la taille est nettement supérieure à celle de leurs voisins, la chromatocité beaucoup moins accusée et le nucléole plus volumineux.

Comme chez les *Aregelia*, le nombre somatique est de 54 chromosomes dont 6 accolés plus ou moins étroitement entre eux. Ils sont disposés 3 par 3. Ces faits soulignent encore la parenté des deux genres. Les chromosomes sont de taille également inférieure au μ et punctiformes ou ovales. On ne saurait distinguer dans ces conditions des plaques appartenant aux deux genres d'après leur morphologie.

c) Genre *Canistrum*

LINDSCHAU avait compté chez une espèce, le *C. roseum* Morr. 50 chromosomes.

Canistrum aurantiacum Morr.

Il constitue à lui seul le sous-genre *Gravisiopsis*. Le noyau et le mitose sont du type *Pilcainria*. Bien que classé dans la même sous-tribu le genre se distingue des précédents par son nombre chromosomique qui est $2n = 50$. C'est le chiffre trouvé pour cette espèce et qui est en accord avec le résultat de LINDSCHAU.

Les chromosomes sont également petits, ovales ou elliptiques. Ils sont rangés souvent 2 par 2 ce qui laisse supposer que l'espèce est diploïde avec 25 comme nombre de base.

Les signes d'une activité nucléolaire seront décrits à propos d'une autre espèce où ils sont plus abondants et caractéristiques (Pl. 111, fig. 1).

Canistrum amazonicum (Linden et André) Mez.

Il appartient au sous-genre *Wittrockya*. Les cellules externes de ses racines s'exfolient de façon caractéristique. On peut y observer des raphides et une différenciation nucléaire des initiales des vaisseaux analogue à celle du *Nidularium angustifolium*. La mitose suit le mode normal et les clivages sont nettement visibles dans le matériel observé. Il y a peu de prémétaphases et le nucléole s'efface dès ce moment.

Des observations dans les cellules somatiques de l'ovule montrent un nombre relativement élevé de prophases achevées où les masses chromatiques sont bien délimitées dans le fond opaquescent. Cet état semble donc être là d'assez longue durée. En outre, dans l'ovule le matériel chromatique est plus fortement coloré et condensé que dans la racine.

L'espèce possède également 50 chromosomes somatiques ovoïdes (Pl. 11, fig. 9).

3. Sous-tribu des AECHMEINAE

a) Genre *Aechmea*

La plupart des numérations de LINDSCHAU attribuent au genre 50 chromosomes métaphasiques. Seul l'*Aechmea hystrix* Morr. en possède 54. Mais la position systématique de cette plante a été fortement discutée par LINDSCHAU qui l'estime voisine des *Echinostachys* ainsi que le pensait,

dès 1891, WITTMACK, d'ailleurs, qui, en avait fait l'*Echinostachys hystrix*. Il semble dont bien que, la position exacte de cette espèce soit plutôt douteuse, et qu'il faille considérer le genre comme homogène à 50 chromosomes.

Aechmea candida MORT.

Le pied qui a été étudié ici ne présente pas de particularités marquantes si ce n'est une chromaticité un peu plus forte que la moyenne, notamment en interphase où les chromocentres apparaissent bien individualisés. La mitose est du type *Pitcairnia* et on compte 50 chromosomes somatiques de petite taille en forme de très courts bâtonnets (Pl. III, fig. 10).

b) Genre *Portea*

L'étude de ce genre n'avait jamais été entreprise jusqu'ici.

Portea kermesina Brong.

Il a une anatomie normale et la mitose l'est également. Les cordons chromatiques sont cependant relativement longs et parfois constitués de plusieurs (3) éléments colorés successifs. Comme chez les *Aechmea*, la chromaticité est assez accusée rappelant dans une faible mesure celle des *Tillandsiae*. Le nucléole persiste longtemps jusqu'en prémétaphase. L'espèce comporte 50 chromosomes en olive souvent serrés les uns contre les autres. La position du genre semble donc normale dans la sous-tribu au voisinage des *Ananas* et *Aechmea*.

On peut noter à propos de cette espèce, bien que cela soit valable pour toute la famille, que le nucléole ne possède pas toujours un aspect rigoureusement identique. On y observe, en effet, souvent des vacuoles ou des structures variées dont l'aspect et le nombre ne sont pas constants. Tantôt, on n'y compte qu'une vacuole centrale peu marquée, tantôt 2, 3 ou davantage, corpuscules de réfringence plus ou moins accusée (Pl. II, fig. 1 à 4). Ces divers états caractéristiques ne semblent être en rapport ni avec le degré d'avancement de la caryocinèse ni avec la position dans la racine. On peut penser, comme l'a montré B. VAZANT dans d'autres cas, que l'on est en présence d'un véritable cycle nucléolaire consistant essentiellement dans la formation de vacuoles internes de plus en plus nombreuses et qui est peut-être le signe d'une activité physiologique.

3) Tribu des SULCATAE

Seul le genre *Billbergia* a fait l'objet de recherches caryologiques qui ont fourni des nombres somatiques multiples de 9. Deux espèces ont été étudiées ici.

Billbergia iridifolia (Nees et Martins) Lind.

On y observe la différenciation nucléaire précédemment décrite (grande taille et nucléole volumineux) des cellules initiales des vaisseaux et la présence, comme chez l'*Aregelia princeps* sur la périphérie du cylindre central.

de quelques noyaux géants vraisemblablement polysomatiques mais de structure normale par ailleurs.

La mitose ne présente pas de particularité notable. Cependant les prémétaphases, comme chez les *Aregelia*, sont de longue durée et se rencontrent fréquemment avec un nucléole au centre. Celui-ci d'une façon générale est très volumineux. L'espèce possède 54 chromosomes minuscules punctiformes de $0,5 \mu$ de longueur et souvent étroitement accolés entre eux ce qui rend leur numération particulièrement délicate.

Bilbergia saundersii Hort. ex C. Koch.

Comme pour l'espèce précédente les racines sont de grand diamètre et entourées d'un manchon de cellules vides probablement protectrices. La mitose suit le type du *Pitcairnia integrifolia* avec, cependant, des prémétaphases de longue durée où peuvent se compter 36 préchromosomes. On observe ensuite, comme pour les *Aregelia* et *Nidularium*, des séparations en métaphase aboutissant à des plaques possédant indubitablement 54 chromosomes de petite taille et ovales (Pl. III, fig. 11). Il est donc probable que tous ces genres sont étroitement apparentés entre eux. Les télophases, bien nettes, montrent dans certains cas jusqu'à 4 nucléoles.

Cette espèce permet de constater de nombreux signes d'une activité nucléolaire intervenant lors du clivage des masses chromatiques. On peut, en effet, observer fréquemment sur le nucléole, volumineux, des chromocentres disposés perpendiculairement à sa périphérie et qui se maintient à son contact alors même que l'aire de rétraction due au Nawaschin a éloigné le réseau. Sous l'effet de cette présence, le nucléole peut être étiré et même en quelque sorte écartelé entre les chromocentres : au lieu d'être sphérique, il présente de nombreuses saillies aiguës à l'extrémité de chacune desquelles est attaché un chromocentre comme si des échanges actifs de substances avaient effectivement lieu entre les deux éléments. Les chromocentres sont alors souvent de taille notable, très fortement colorés et en règle presque générale apparaissent très nettement doubles alors même que ceux qui sont libres dans la caryolymphe ne le sont pas (Pl. III, fig. 1, 2, 3). On peut se demander si le nucléole n'interviendrait pas au moment de la synthèse de chromatine nécessaire au dédoublement. On peut de plus remarquer que, dans ces espèces où les chromosomes finissent de s'individualiser durant la prémétaphase, le nucléole persiste plus longtemps. Ce fait intéressant, qui se rencontre à des degrés divers dans beaucoup d'espèces de Broméliacées, mériterait probablement une étude plus approfondie qu'il n'a pas été possible d'entreprendre.

II. — Sous-famille des PITCAIRNIOIDEAE

1) Tribu des PITCAIRNIAE

Sept espèces comptées par LINDSCHAU et TAYLOR avaient toutes 50 chromosomes somatiques. Nous avons déjà longuement décrit le *Pitcairnia integrifolia* Mez pris comme type de la famille et qui possède également 50 chromosomes.

2) Tribu des PUYAE

Les 4 genres étudiés par LINDSCHAU possèdent aussi 50 chromosomes.

3) Tribu des NAVIAE

Aucun dénombrement chromosomique n'y a jamais été effectué. Il serait cependant intéressant de le faire pour vérifier si la conception d'HUTCHINSON élevant cette tribu au rang de sous-famille se justifie.

III. — Sous-famille des TILLANDSIOIDEAE

1) Tribu des GLOMEROPITCAIRNIAE

Cette tribu n'a jamais non plus été étudiée.

2) Tribu des TILLANDSIAE

Cette tribu paraît former un tout assez homogène et distinct des autres Broméliacées, aussi bien par son aspect caryologique que par ses nombres chromosomiques. Son origine géographique aussi est un peu différente: Guyane et Mexique et non pas Brésil. Le nombre de base de la tribu est en effet 8, chiffre qui ne se rencontre nulle part d'ailleurs sauf chez les *Bromelia*.

Vriesea splendens (Brong.) Lemaire.

Il avait été étudié au point de vue caryologique par DOUTRELIGNE mais le genre n'avait jamais fait l'objet d'aucun dénombrement chromosomique. On en a étudié précédemment en détail la mitose et fixé le nombre $2n$ à 48.

Tillandsia variegata Schlechtendal.

Le déroulement de la mitose y est comparable à celui du *Vriesea splendens* et assez nettement différent du type *Pitcairnia* par une chromatocité beaucoup plus accusée. On peut y observer également les cordons hétérogènes flexueux plus longs que les masses chromatiques du type habituel (2μ) (Pl. II, fig. 12). On y remarque aussi la présence d'un mégachromosome, caractéristique par sa taille et sa coloration, composé d'au moins 3 chromosomes élémentaires. Il peut ensuite se cliver et en donner 2 plus petits.

Dans des noyaux au repos, en des parties très localisées de certaines racines et toujours dans l'assise corticale, on constate d'autre part certaines manifestations d'une autre activité nucléolaire. Dans ces nucléoles, un tiers plus large que la moyenne, s'observent en effet des figures de bourgeonnement qui, pour n'être pas constantes, n'en sont pas moins caractéristiques. Le nucléole, coloré en noir par l'hématoxyline, émet des protubérances (une seule à la fois) qui, d'abord plus claires et petites deviennent noires ensuite à mesure qu'elles grossissent et constituent, en se détachant, des nucléolifils. Quand elles le font, tantôt leur taille est de beaucoup inférieure à celle

du nucléole originel, tantôt les deux unités sont de taille voisine. Il s'agit alors dans ce cas plutôt d'une scission (Pl. III, fig. 4, 5, 6).

Ce phénomène, ici relativement rare, a été rencontré de façon constante par HAMEL chez les Loasacées, ARCHAMBAULT chez les *Eranthis hiemalis*, DANGEARD, HEITZ et bien d'autres. Il ne semble pas possible d'en préciser la signification dans des cellules qui ne se distinguent pas par ailleurs particulièrement des autres.

Indépendamment de cette activité, des rapports entre le nucléole et les cordonnets chromatiques, comme chez le *Billbergia saundersii*, se rencontrent fréquemment.

Le *Tillandsia variegata* a 96 chromosomes somatiques en métaphase. Si l'on admet 8 comme nombre de base on en déduit qu'il est dodécaploïde. Il n'a pas été possible de vérifier par des mesures cette donnée comme cela fut fait pour le *Vriesea splendens*.

Il semble, en effet, que les chromosomes, corrélativement à cette polyploïdisation, aient tous diminué de taille comme le supposait LINDSCHAU pour d'autres espèces (Pl. III, fig. 12).

CONCLUSIONS

1) CYTO-TAXINOMIE.

Tous les nombres chromosomiques connus de la famille sont relevés dans le tableau ci-joint.

Ainsi que l'avait fait LINDSCHAU, on ne peut que remarquer l'existence de 3 séries de nombres chromosomiques à nombre de base x respectivement égal à 8, 9 et 25.

Cependant, si certaines divisions de la famille acceptées par MEZ s'accordent bien avec les données caryologiques, d'autres par contre, indépendamment des critères morphologiques qu'il convient de ne pas négliger, demanderaient probablement quelques remaniements.

Il apparaît ainsi que :

— Les *Tillandsiæ* tout d'abord constituent un groupe bien délimité et caractérisé par sa structure aussi bien que par ses nombres chromosomiques de base $x = 8$. On pourrait cependant leur adjoindre le genre *Bromelia* possédant également 48 et 96 chromosomes (8).

— De même les *Pitcairnioideæ* semblent une sous-famille homogène avec 25 comme nombre de base commun.

— Par contre la classification des *Bromelioideæ* proposée par MEZ n'est pas en accord avec celle suggérée par les données caryologiques et mériterait d'être révisée, une fois de plus.

— La tribu des *Integræ* semble, de ce point de vue, artificielle ; on a vu que les *Bromelia* se rapprochent vraisemblablement des *Tillandsia*.

(8) La localisation des espèces étudiées de ce dernier genre est d'ailleurs particulière :
B. fastuosa : Brésil méridional ;
B. Pinguin : Jamaïque, Martinique, Guatemala.

	Nombre de base	n	2n	Auteurs
I. — BROMELIOIDEAE				
1. Integrae				
<i>Cryptanthus aculis</i> (Lindl.) Beer	9!	17	36	{ n: MATSUURA et SUTO 2n: LINDSCHAU
— <i>bitatus</i> (Hook.) Regel	9		36-54	LINDSCHAU (2 races)
— <i>Beuckeri</i> Morr.	9		54	—
— <i>cynatus</i> (Viz.) Beer	9		36	—
<i>Bromelia fastuosa</i> Lindl.	8	48	96	COLLINS et KERNS
— <i>Pinguin</i> L.	8			—
2. Poratae				
a) NIDULARINAE				
<i>Aegidia Carolinae</i> (Beck) Mez	9		54	LINDSCHAU
— <i>rubrospinae</i> Mez	9		54	—
— <i>nicaragi</i> (Morr.) Mez	9		126!	—
— <i>coriacea</i> (Ant.) Mez	9	27	54	—
— <i>Binotti</i> (Ant.) Mez	9	27	54	LINDSCHAU
— <i>marmorata</i> (Bak.) Mez				—
— <i>princeps</i> (Bak.) Mez = <i>Nidularium</i>	9		54	LINDSCHAU, WEISS
— <i>princeps</i> Morr. (9)	9		54	WEISS
— <i>sarmentosa</i> (Regel) Mez	9	27	54	LINDSCHAU
<i>Nidularium purpureum</i> Beer	9		54	—
— <i>acanthocrater</i> Moor.	9		54	—
— <i>lineatum</i> Mez	9		54	WEISS
— <i>angustifolium</i> Ule	25		50	LINDSCHAU
<i>Canistrum roseum</i> Morr.	25		50	WEISS
— <i>aurantiacum</i> Morr.	25		50	—
— <i>amazonicum</i> (Linden et André) Mez				—
b) ARCHIMEINAE				
<i>Acanthostachys strobilacea</i> (Schult. f.) Klotzch	25	25	50	LINDSCHAU
<i>Ananas microstachys</i> Lindl.	25	25	75	HEILBORN
— <i>comosus</i> (L.) Merrill (= <i>A. sativus</i>)			100	LINDSCHAU
— <i>macradontes</i> Morr. (10)	25		50	WEISS
<i>Portea kermesina</i> Brong.	25		50	LINDSCHAU
<i>Aechmea comata</i> (Gaudich.) Bak.	25		50	—
— <i>coelestis</i> (Koch) Morr.	25		50	—
— <i>conspicuosissima</i> Bak.	25		50	—
— <i>epistylis</i> (Gardner) Mez	25		50	TAYLOR
— <i>epistylis</i> (Gardner) Morr. (Morr.) Morr.	25		50	LINDSCHAU
— <i>epistylis</i> (Gardner) Morr. (Morr.) Morr.	25		50	—
3. Sukaes				
<i>Bulbostylis auzandrii</i> Hort. ex C. Koch	9		54	WEISS
— <i>iboniana</i> De Jonghe	9	54	54	MATSUURA et SUTO
— <i>lingulata</i> Sims	9		72	LINDSCHAU
— <i>ovata</i> Erong.	9		54	—
— <i>perringtoniana</i> Wittm.	9	27	54	—
— <i>speciosa</i> Thunb.	9		54	—
— <i>Bomplandiana</i> Gaudich.	9		54	—
— <i>minuta</i> Mez	9		54	—
— <i>pyramidalis</i> (Sims) Lindl.	9	54	54	MATSUURA et SUTO
— sp.	9		54	WEISS
— <i>crisifolia</i> (Nees et Mart.) Lind.	9		54	—
II. — PITCAIRNOIDEAE				
4. Pitcairniae				
<i>Pitcairnia andreae</i> Linden	25		50	LINDSCHAU
— <i>xanthocalyx</i> Mart.	25	52	50	TAYLOR (n), LINDSCHAU (2n)
<i>Pitcairnia punicea</i> Scheidw.	25		50	LINDSCHAU
— <i>pulverulenta</i> Ruiz et Pav.	25		50	—
— <i>Rochii</i> Morr.	25		50	—
— <i>spicata</i> Scheidw.	25		50	—
— <i>muscosa</i> Mart.	25		50	MATSUURA et SUTO
— <i>integrifolia</i> Gaul.	25		50	WEISS
5. Puyasae				
<i>Puya spathacea</i> (Griseb.) Mez	25		50	LINDSCHAU
<i>Puya cardenasii</i> L. E. Smith	25		50	DIERS
<i>Dickya alissima</i> Lindl.	25		50	LINDSCHAU
<i>Dickya vulpinea</i> C. Koch	25		50	—
<i>Lindmania penduliflora</i> (C. H. Wright) Stapf	25		>100	—
<i>Heckia ghesbreghtii</i> Lem.	25		50	—
III. — TILLANDSIOIDEAE				
6. Tillandsiae				
<i>Vriesea splendens</i> (Brong.) Lem.	8		48	WEISS
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	8	16	32	BILLINGS
— <i>Lindeniana</i> Regel	8		64	LINDSCHAU
— <i>streptophylla</i> Scheidw.	8		64	LINDSCHAU
— <i>juncea</i> (Ruiz et Pav.) Lec.	8		ent. 96	—
— <i>variegata</i> Schlechtend.	8		96	WEISS
<i>Guzmania Zahnii</i> (Hook. f.) Mez (12)	8		96	LINDSCHAU

(9) *Aegidia princeps* (Bak.) Mez = *Nidularium princeps* Morr. est compté sous ce nom par LINDSCHAU.(10) *Ananas macradontes* Morr. = *Pseudananas macradontes* Harris est compté sous ce nom par LINDSCHAU.(11) *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Bak. = *Macrochordium tinctorium* De Vriese est compté sous ce nom par LINDSCHAU.(12) *Guzmania Zahnii* (Hook. f.) Mez = *Caraguata Zahnii* Hook. f. est compté sous ce nom par LINDSCHAU.

Restent alors les *Cryptanthus* qui peuvent, sans inconvénient, être placés au voisinage des espèces à $x = 9$.

— Parmi les *Poratae*, on doit retirer des *Nidulariinae* le genre *Canistrum* dont les représentants ont 50 chromosomes et les placer près des *Aechmeineae* qui possèdent le même équipement. Il est d'ailleurs significatif, que, avant la création de ce genre, et son rangement parmi les *Nidulariinae*, les espèces qui le constituent étaient rattachées aux *Aechmea*. Il semble donc que cette modification ne se justifiait pas.

Cette dernière sous-tribu paraît alors homogène avec $x = 25$.

Restent donc, parmi ceux qui ont été étudiés, 3 genres parmi les *Bromelioideae*: les *Aregelia*, *Nidularium*, *Billbergia* que nous avons vus voisins par le cycle de leur mitose et leur nombre de base égal à 9.

Considérée du seul point de vue cytotoxinomique, la classification des Broméliacées pourrait être ainsi envisagée :

I. — Sous-famille des *Bromelioideae*.

1) Tribu à $x = 25$: *Canistrum*, *Acanthostachys*, *Ananas*, *Portea*, *Aechmea*.

2) Tribu à $x = 9$: *Cryptanthus*, *Aregelia*, *Nidularium*, *Billbergia*.

II. — Sous-famille des *Pitcairnioideae*.

homogène à $x = 25$.

III. — Sous-famille des *Tillandsioideae*.

Tribu à $x = 8$: comportant les genres qui y sont habituellement placés auxquels il convient de joindre le genre *Bromelia*, bien qu'il possède un ovaire infère, alors que les *Tillandsioideae* sont caractérisées par un ovaire supère ou semi-supère.

On pourrait aussi évidemment rapprocher les *Pitcairnioideae* de la tribu des *Bromelioideae* à $x = 25$. Il semble cependant qu'il faille tenir compte des caractères morphologiques externes qui ont conduit de très bonne heure à distinguer les 3 grandes sous-familles de Broméliacées. D'autre part malgré les résultats concordants, les genres étudiés ne sont pas assez nombreux pour que cette classification soit définitive et il est possible que d'autres dénombrements conduisent à la modifier.

2) STRUCTURE NUCLÉAIRE DES BROMÉLIACÉES.

Indépendamment des 12 dénombrements chromosomiques nouveaux, ce travail a montré quelques particularités caryologiques de la famille :

— Contrairement aux conclusions de DOUTRELIGNE, les noyaux sont réticulés et non pas euchromocentriques. Et pourtant, malgré ce fait, les chromosomes sont généralement nombreux d'une part et de très petite taille d'autre part. C'est pourquoi ils se rangent difficilement dans la classification habituelle de C. DELAY qui semble considérer que les noyaux nettement réticulés ont, *de facto*, des chromosomes de taille supérieure à 4μ .

— Les signes d'une activité nucléolaire intéressante ont également été mis en évidence.

— Enfin, la mitose des Broméliacées, telle qu'elle a été décrite avec l'existence de masses chromocentriques doubles en prophase, a répondu à l'interrogation de DOUTRELIGNE sur l'origine des chromocentres « manquants ». Il peut être d'autre part intéressant de citer une opinion de DANGEARD à propos d'une autre famille. Après avoir constaté la même variabilité dans le nombre des euchromocentres, il écrit (13) en effet : « On peut supposer que certains chromocentres subissent une fragmentation au cours de la prophase et effectivement chez le Radis il n'est pas rare de trouver, non seulement dans les noyaux quiescents où GUILLIERMOND et GAUTHERET l'ont décrit, mais également dans le méristème des chromocentres en voie de division ayant la forme d'haltères. » C'était également l'opinion de SCHILLER (Ueber den Verlauf der Kernteilung bei *Capparis* mit Dauerchromosomen; *Jahrb. wiss. Bot.*, 64, p. 491-500, 1928) non acceptée par DOUTRELIGNE. Enfin, on trouve des cas comparables chez C. DELAY, *op. cit.*, aux pages 202, 200, 213 et ailleurs. Les résultats ainsi obtenus chez les Broméliacées peuvent être rapprochés de ces données éparses et fragmentaires. Il apparaît alors que de tels phénomènes peuvent présenter une généralité plus grande que celle qu'on leur accorde généralement et que les faits particuliers mis en évidence dans le présent travail, sont susceptibles d'être étendus à d'autres familles.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLINGS (F. H.), 1904. — A study of *Tillandsia usneoides*. *Bot. gaz.*, 38, 99-121.
 BIRGE (W. J.), 1911. — The anatomy and some biological aspects of the « ball moss » *Tillandsia recurvata* L. *Univ. Texas, Bull.*, 194, p. 24.
 COLLINS (J.-L.), 1933. — Morphological and cytological characteristics of triploid Pineapples. *Cytologia*, 4, p. 248-256.
 — 1935. — Pineapple taxonomy viewed in the Light of the genetic of the Pineapple. *Proceeding Hawai Acad. of Sciences*, 10, 10 fig.
 — 1936. — Mutating gene in the Pineapple *Ananas*. *American Naturalist*, 70, p. 465-475.
 COLLINS et KERNS (K. R.), 1931. — Genetic studies of the Pineapple. *Journal of Heredity*, 22, p. 139-142.
 — — 1936. — Origin and nature of tetraploid Pineapples. *American Naturalist*, 70, p. 45.
 DARLINGTON et JANAKI AMMAL, 1945. — Chromosome Atlas of cultivated plants, p. 280.
 DELAY (Mlle C.), 1946-1948. — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cytol. et Cytophysiol. végét.*, 9, p. 169-222 et 10, p. 103-228.
 DIERS (L.), 1961. — Der Anteil an Polyploidien in den Vegetationsgürteln der Westkordillere Perus. *Zeits. f. Bot.*, 49, p. 437-488.
 DOUTRELIGNE (J.), 1940. — Les divers types de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. *La Cellule*, 48, p. 191-211.
 HEILBORN (O.), 1921. — Notes on the cytology of *Ananas sativus*, L. and the origin of its parthenocarp. *Ark. Bot.*, 22, p. 1-71.

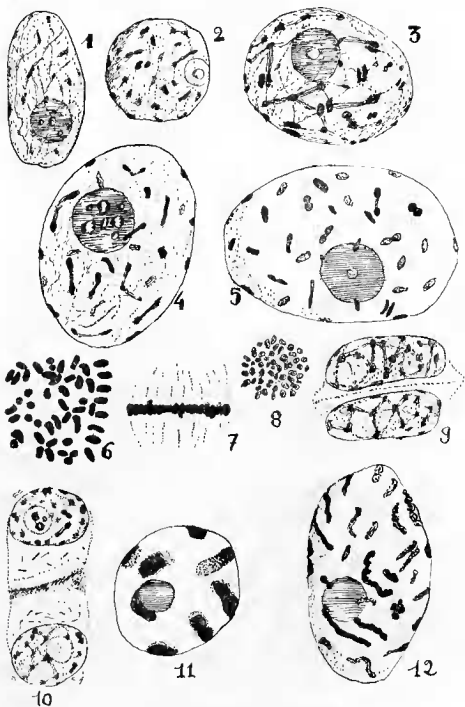
(13) DANGEARD (P.) : « Sur le bourgeonnement du nucléole chez le *Lathraea clandestina* », *C. R. Acad. Sc.*, 198, p. 1620, 1934.

- KLENEBERGER (E.), 1917. — Ueber die Grösse und Beschaffenheit der Zellkerne mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. *Diss. Frankfurt am Main*.
- LINDSCHAU (M.), 1933. — Beiträge zur Zytologie der Bromeliaceae. *Planta*, 20, p. 506-530.
- MATSUURA (H.) et SUTO (T.), 1935. — Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. *J. Fac. Sc. Hokkaido Univer.*, 5, série 5, p. 33-75.
- MEZ (C.), 1935. — Das Pflanzenreich, IV, 32-100, Heft Bromeliceae.
- TAYLOR (R.), 1925. — Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. *Amer. J. Bot.*, 12, p. 238-268.

PLANCHE II

(8 mm représentent environ 1 μ)

1. — Noyau quiescent du *Pitcairnia integrifolia* Mez.
2. — Noyau interphasique du *P. integrifolia*.
3. — Début de prophase et paires chromocentriques chez le *P. integrifolia*.
4. — Cordons chromatiques chez le *P. integrifolia* et structure nucléolaire.
5. — Fin de prophase chez le *P. integrifolia*.
6. — Plaque métaphasique à $2n = 50$ chez le *P. integrifolia*.
7. — Métaphase en vue de profil chez le *P. integrifolia*.
8. — Anaphase en vue polaire chez le *P. integrifolia*.
9. — Télaphase : début du réseau chez le *P. integrifolia*.
10. — Fin de télaphase. Rapprochement des chromosomes chez le *P. integrifolia*.
11. — Noyau interphasique du *Vriesea splendens*.
12. — Prophase du *Tillandsia variegata* (identique à *Vriesea*).



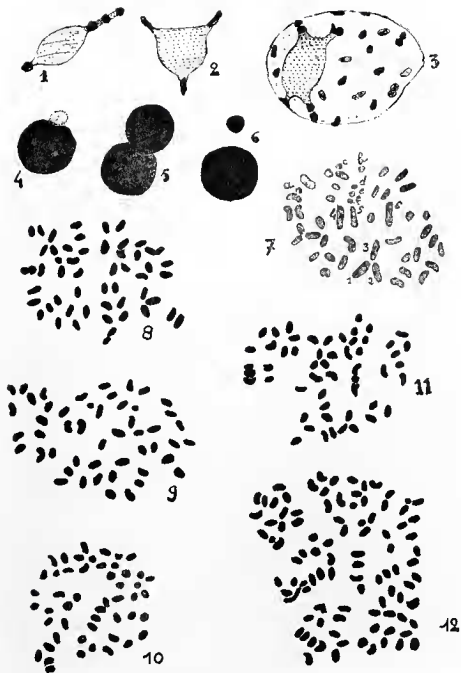
ESSAIS DE CARYO-TAXINOMIE



PLANCHE III

(6 mm représentent environ 1 μ).

1. — Rapport nucléole-chromocentre et clivage chez le *Canistrum aurantiacum*.
2. — Rapport nucléole et chromocentre chez le *Billbergia Saundersii*.
3. — Rapport nucléole et chromocentre chez le *B. Saundersii*.
4. }
5. } Bourgeonnement nucléolaire chez le *Tillandsia variegata*.
6. }
7. — Plaque métaphasique chez le *Vriesea splendens*, $2n = 48$.
8. — Plaque métaphasique chez l'*Aregelia sarmentosa*, $2n = 54$.
9. — Plaque métaphasique chez le *Canistrum amazonicum*, $2n = 50$.
10. — Plaque métaphasique chez l'*Aechmea candida*, $2n = 50$.
11. — Plaque métaphasique chez le *Billbergia Saundersii*, $2n = 54$.
12. — Plaque métaphasique chez le *Tillandsia variegata*, $2n = 96$.



ESSAIS DE CARYO-TAXINOMIE

